

Apedium, un nouveau genre dans la sous-famille Cypripedioideae (Orchidaceae)^a

Guy R. Chiron¹, Aurélien Sambin² & Guido J. Braem³

Mots-clés/Keywords : *Apedium*, Guyane française/French Guiana, néotropiques/Neotropics, *Selenipedium*, taxinomie/taxonomy.

Résumé

L'espèce de Cypripedioideae originaire de Guyane française, récemment décrite dans le genre *Selenipedium*, présente des caractères qui l'éloignent de ce genre : labelle plat, non en sabot, sépales latéraux libres, anthères fertiles au nombre de trois. Une analyse phylogénétique basée sur un ensemble de caractères primitifs confirme cette séparation. L'espèce est transférée dans un genre créé à cette occasion.

Abstract

Apedium, a new genus in subfamily Cypripedioideae (Orchidaceae) – The species recently described as *Selenipedium chironianum* from French Guiana shows some characteristics indicating that it should be segregated from the genus *Selenipedium*: a labellum that is flat, not in the form of a pouch; free lateral sepals, not united into a synsepal; and three (3) fertile anthers. A phylogenetic analysis based on a set of primitive characters supports such interpretation. We therefore propose the genus *Apedium* to accommodate this plant.

Introduction

La sous-famille Cypripedioideae a été créée lorsque Linné a cité *Cypripedium calceolus* dans son œuvre fondamentale *Species Plantarum* (Linné, 1753). Linné n'a connu qu'une seule orchidée-sabot mais, bientôt,

^a : manuscrit reçu le 27 février 2015, accepté le 30 mars 2015

article mis en ligne sur www.richardiana.com le 01/04/2015 – pp. 243-257 - © Tropicalia

ISSN 1626-3596 (imp.) - 2262-9017 (élect.)

plusieurs autres devaient apparaître, découvertes par des officiers de l'Armée ou de la Marine parcourant des pays étrangers pour le compte de leurs souverains respectifs, par des missionnaires, des fonctionnaires coloniaux, des colons etc... Quelques années seulement après la parution de la publication aujourd'hui fameuse de Linné, au moins une espèce d'orchidée-sabot (*Paphiopedilum purpuratum* [Lindley] Stein), originaire d'Asie, était en culture dans la pépinière de Loddiges en Angleterre (sous le nom de *Cypridium sinicum*) et plusieurs devaient suivre. En 1818, Constantine Rafinesque (1783-1840), un autodidacte pluridisciplinaire d'origine franco-allemande, décrivit le genre *Criosanthes* et, en 1838, il publia *Stimegas*, *Cordula* et *Menophora*, trois autres genres d'orchidées sabots (Rafinesque 1818 ; 1838). En 1846, John Lindley décrivit *Uropedium* puis, en 1854, Heinrich Gustav Reichenbach (Reichenbach f.) créa le genre *Selenipedium*. A l'exception du genre *Cypridium*, aucun de ces genres n'attira une grande attention pendant des décennies et, bientôt, toutes les orchidées-sabots devaient être, de manière générale, traitées comme membre du genre de Linné, *Cypridium*. La situation évolua rapidement vers la fin des années 1880. A cette époque l'intérêt pour les plantes tropicales s'était énormément accru et des sommes énormes étaient dépensées pour les plantes exotiques collectées dans la jungle. Des pépinières comme l'entreprise de Linden en Belgique ou les compagnies de Sander et de Veitch en Angleterre envoyèrent des douzaines de collecteurs jusque dans les zones les plus reculées des Amériques et d'Asie. Les propriétaires de pépinières s'enrichirent, les herbiers se remplirent et l'intérêt des scientifiques grandit. Bientôt il devint évident qu'existaient des différences parmi ces plantes et, en 1886, Ernst Pfitzer créa le genre *Paphiopedilum* pour toutes les espèces tropicales, avec une section *Phragmopedilum* dans laquelle il plaça les espèces à feuilles condupliquées des tropiques américains, décrite par Reichenbach f. comme *Selenipedium* section *Acaulia corriifolia*. Dix ans plus tard, Robert Allen Rolfe (1896) éleva la section *Phragmopedilum* de Pfitzer au rang de genre sous le nom de *Phragmipedium*. Enfin Albert et Chase (1992) ajoutèrent le genre *Mexipedium* pour recevoir une étrange petite plante décrite comme *Phragmipedium xerophyticum* par Soto Arenas, Salazar et Hágsater (1990).

Entre temps le nom *Paphiopedilum* avait été conservé contre les noms antérieurs publiés par Rafinesque et le nom *Phragmipedium* conservé contre *Uropedium*, qui avait la priorité. Par ailleurs on sait maintenant que

Criosanthes est nettement inclus dans *Cypripedium*. Il nous reste donc cinq genres qui sont, en réalité assez faciles à distinguer (voir notre clé plus loin).

Tous ces genres sont caractérisés par des plantes dont les fleurs ont un labelle en forme de pantoufle ou de poche, deux anthères fertiles et des sépales latéraux connés.

Dans l'analyse phylogénétique de Cox *et al.* (1997), *Selenipedium* se trouve à la base de la sous-famille. Il possède des feuilles plissées (comme *Cypripedium*), une tige allongée, une inflorescence en racème pluriflore à fleurs successives, un ovaire trilobé, des fruits très allongés contenant de la vanilline. Ces caractères, dont certains se retrouvent chez les Vanilloideae, indiquent que *Selenipedium* est plutôt primitif par rapport aux autres genres de la sous-famille (Dressler, 1993). Ce dernier donne un ensemble de caractères considérés comme clairement primitifs chez les orchidées : racines modérément charnues, tiges sveltes et plutôt ligneuses, feuilles convolutées et plissées, disposées en spirale, inflorescence terminale ornée de bractées foliacées, segments du périanthe libres et similaires, anthères fertiles au nombre de 3, pollen sous forme de monades libres, filaments unis entre eux, présence d'une couche d'abscission entre ovaire et périanthe, ovaire trilobé, stigmate avec des lobes égaux et semblables, fruit charnu, graines avec un revêtement dur, en croûte (Dressler, 1993, tab. 3-3). En outre il précise (p. 225) que l'autogamie est plus fréquent chez les groupes primitifs que chez les groupes avancés.

A ce jour on connaît cinq espèces : *S. aequinoctiale* Garay, d'Equateur, *S. chica* Reichenbach f., de Panama, Equateur et Pérou, *S. isabelianum* Barbosa Rodrigues, du Brésil et de Guyane française, *S. palmifolium* (Lindley) Reichenbach f. & Warszewicz, du nord de l'Amérique du Sud (du Venezuela à la Guyane française et au nord du Brésil), *S. steyermarkii* Foldats, de Venezuela, Guyana et Roraima au Brésil (WCSP, 2015).

Récemment Sambin & Braem (2015) ont publié une nouvelle espèce de *Selenipedium* de Guyane française (*S. chironianum*) présentant des particularités uniques : labelle entier et plat, non en forme de sabot, sépales latéraux libres, anthères fertiles au nombre de 3. Bien que plusieurs caractères de ce taxon le rattachent de près aux *Selenipedium*, il est permis de se demander si de telles particularités autorisent son placement dans ce genre ou si elles justifient au contraire la création d'un genre nouveau pour l'accueillir. C'est à cette question que nous nous efforçons de répondre dans

cet article. Nous nous appuyons pour cela sur une analyse phylogénétique des *Selenipedium* et de quelques autres espèces basée sur les caractères énumérés plus haut et quelques autres qui nous ont semblé pertinents pour cette étude.

Matériel et méthode

Deux sources de données sont à notre disposition dans cette étude : les plantes vivantes de diverses espèces de Cypridioideae de Guyane française (*Selenipedium chironianum*, *S. isabelianum*, *S. palmifolium*, *Phragmipedium guianense*) et les données de la littérature relatives aux taxons retenus pour l'étude : *Cypridium*, *Phragmipedium* et *Selenipedium* (Cypridioideae), *Vanilla* Plumier ex P. Miller et *Epistephium* Kunth (Vanilloideae, Vanilleae), *Apostasia* Blume et *Neuwiedia* Blume (Apostasioideae) : Hoehne (1940), Dodson & Dodson (1980), Landwehr (1982), Ames & Correll (1985), Hágsater & Salazar (1990), Pridgeon *et al.* (1999), Romero & Carnevali (2000), Espejo Serna *et al.* (2002).

La méthode d'analyse consiste à relever les données morphologiques choisies de tous ces taxons, codées en un ensemble de 0 et de 1. Lorsque la valeur d'un caractère est inconnue, ce dernier est codé « ? » tandis que « P » indique que le caractère peut prendre l'une et l'autre des deux valeurs.

La matrice de données ainsi obtenue fait alors l'objet d'une analyse phylogénétique à l'aide de l'ensemble de programmes PHYLIP (Felsenstein, 1995). Dans celui-ci, trois outils sont successivement utilisés : SEQBOOT, MIX et CONSENSE.

SEQBOOT permet de fabriquer un grand nombre (ici fixé à 1 000) de matrices de données à partir de la matrice originale, en utilisant le bootstrap comme méthode de ré-échantillonnage.

MIX est un programme général de parcimonie qui, à partir de l'ensemble de matrices fourni par SEQBOOT, construit un ensemble d'arbres phylogénétiques également parcimonieux. Les hypothèses sur lesquelles est basée la méthode d'analyse de MIX choisie (WAGNER) sont : (a) les différents caractères retenus évoluent indépendamment, (b) les différentes lignées évoluent indépendamment, (c) les changements « 0→1 » et « 1→0 » sont équiprobables, (d) ces deux types de changements sont improbables sur le temps d'évolution observé dans la différenciation du groupe étudié, (e) les autres types d'évolution (par exemple la rétention de polymorphisme) sont bien moins probables que le changement « 0→1 », (f)

les taux d'évolution dans différentes lignées sont suffisamment faibles pour que la probabilité de deux changements sur une longue branche de l'arbre soit très inférieure à la probabilité d'un changement sur une branche courte. Nous avons en outre choisi la méthode de parcimonie « ordinaire ». CONSENSE construit, à partir de l'ensemble des cladogrammes obtenus en sortie de MIX, un arbre consensus et calcule les valeurs de bootstrap pour chaque nœud. Il est possible de choisir un des taxons comme « racine » ou groupe externe (outgroup). Dans le cas de données morphologiques (petit nombre de valeurs discrètes), des valeurs de bootstrap supérieures à 70% sont généralement considérées comme représentant un bon support.

Résultats

Nous avons retenu vingt et un caractères morphologiques, dont trois à trois états. Ils sont énumérés dans le tableau 1. Les numéros des caractères et leurs codages (en prenant pour valeur « ancestrale » les valeurs observées chez les *Apostasia*) sont également précisés.

Les dix-sept taxons choisis pour l'étude sont, volontairement, tous originaires des néotropiques, à l'exception bien sûr des *Apostasioideae* et également de *Cyprapedium calceolus* choisi, à défaut d'une troisième espèce néotropicale, pour être l'espèce-type du genre. Le tableau 2 en fournit la liste.

La matrice de données obtenue est donnée par le tableau 3.

Avec le nombre de répliquions choisi pour le test du bootstrap (1 000), MIX a fourni 58 134 arbres plus parcimonieux.

L'arbre consensus produit par CONSENSE dans les conditions indiquées plus haut est illustré sur la figure 1.

Le nombre total des changements d'état observés sur cet arbre est de 30. L'indice de cohérence (CI) est égal à 0,80 et l'indice de rétention (RI) à 0,94.

Les deux caractères (9 et 21) ayant changé d'état dès le premier nœud de l'arbre de la figure 1 ont ensuite subi une réversion, l'un (21) au niveau du groupe *Cyprapedium* + *Phragmipedium* (nœud C), l'autre à deux reprises, sur la branche menant aux *Vanilla*, et celle menant aux *Phragmipedium*. Trois autres caractères homoplasiques (5, 7 et 11) changent d'état sur la branche menant aux *Vanilleae* et sur les branches menant respectivement au groupe *Cyprapedium* + *Phragmipedium* (7), aux *Cyprapedium* (11) et aux *Phragmipedium* (5).

N°	caractère et codage
1	racines réparties le long du rhizome [0], ou adventices [1]
2,3	tige longue [00], très longue, quasi-indéfinie [10], ou nulle à sub-nulle [01]
4	feuilles réparties le long de la tige [0] ou en rosette basale [1]
5	feuilles plissées [0] ou non [1]
6	base des feuilles engainante [0] ou non [1]
7	fleurs nombreuses, plus de 10 [0] ou peu nombreuses, moins de 10 [1]
8	inflorescence terminale [0] ou axillaire [1]
9	inflorescence longue, plus de 10 cm [0] ou courte, moins de 10 cm [1]
10	pédicelle-ovaire pubescent [1] ou non [0]
11	ovaire triloculé [0] ou uniloculé [1]
12	colonne (sans anthère) élancée [0] ou trapue [1]
13	labelle plus ou moins longuement conné à la colonne [1] ou libre [0]
14,15	labelle non en sabot [00], en sabot profond [10], ou en sabot peu profond [11]
16	sépalés glabres [0] ou plus ou moins pubescents [1]
17	sépalés latéraux libres [0] ou connés [1]
18	anthère médiane fertile [1] ou non [0]
19	anthères latérales fertiles [0] ou non [1]
20	fruit allongé [0] ou ovale [1]
21	fruit contenant de la vanilline [1] ou non [0]
22	graine revêtue [0] ou non [1] d'une enveloppe dure
23,24	graine sub-globulaire [00], lenticulaire [01] ou ellipsoïde [10]

Tableau 1 : caractères retenus pour l'étude et codages

1	<i>Apostasia</i> Blume
2	<i>Neuwiedia</i> Blume
3	<i>Vanilla palmarum</i> (Salzmann ex Lindley) Lindley
4	<i>Vanilla mexicana</i> P.Miller
5	<i>Epistephium lucidum</i> Cogniaux
6	<i>Selenipedium aequinoctiale</i> Garay
7	<i>Selenipedium chica</i> Reichenbach f.
8	<i>Selenipedium chironianum</i> Sambin & Braem
9	<i>Selenipedium isabelianum</i> Barbosa Rodrigues
10	<i>Selenipedium palmifolium</i> (Lindley) Reichenbach f. & Warszewicz
11	<i>Selenipedium steyermarkii</i> Foldats
12	<i>Cypripedium calceolus</i> C.Linnaeus
13	<i>Cypripedium dickinsonianum</i> Hágsater
14	<i>Cypripedium irapeanum</i> Lexarza
15	<i>Phragmipedium caudatum</i> (Lindley) Rolfe
16	<i>Phragmipedium guianense</i> Sambin & Braem
17	<i>Phragmipedium sargentianum</i> (Rolfe) Rolfe

Tableau 2 : taxons choisis pour l'étude

En prenant le taxon Apostasioideae comme groupe externe, nous obtenons deux clades, l'un correspondant aux trois taxons de Vanilleae (avec un support bootstrap de 99,4%) et l'autre aux Cypridioideae (nœud A). Ce dernier clade est moins bien supporté (79%), ce qui s'explique par le fait que *Selenipedium chironianum* est placé avec les Vanilleae dans près de 15% des arbres obtenus. Après les deux changements de caractères communs aux deux groupes, trois autres caractères évoluent pour mener aux Cypridioideae tandis qu'on dénombre huit changements sur la branche des Vanilleae.

caractères taxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
4	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1
5	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	1
6	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
8	0	0	0	0	0	0	P	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0
13	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
14	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0
15	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
16	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0
17	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0

Tableau 3 : matrice de données morphologiques pour l'ensemble de taxons choisis

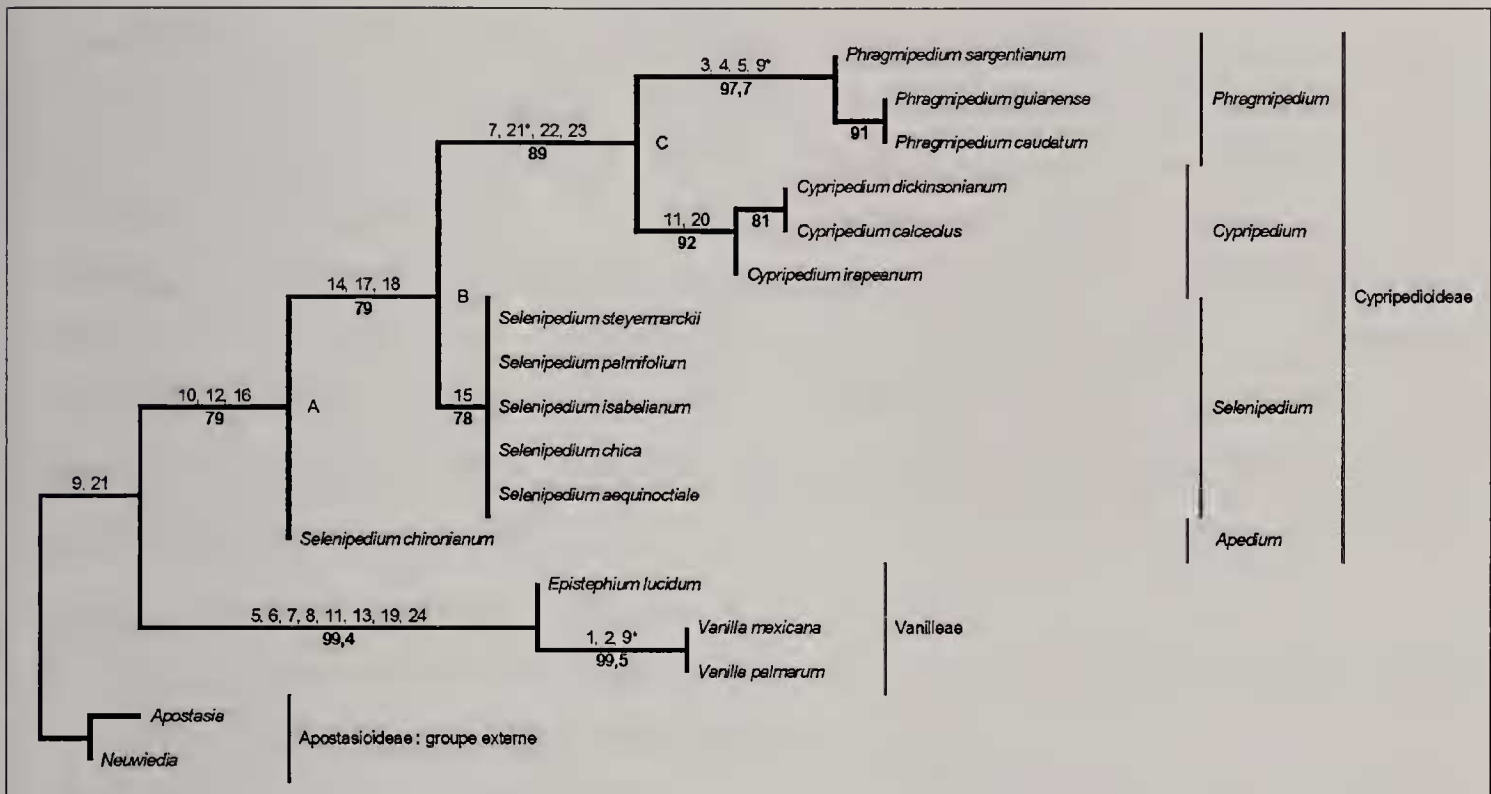


Fig. 1 : arbre consensus

Les chiffres placés au-dessous des branches sont les valeurs de bootstrap (en %) soutenant les nœuds ; les chiffres placés au-dessus d'une branche sont les numéros des caractères changeant le long de cette branche (0 → 1 sauf * : 1 → 0). La longueur de chaque branche est en relation avec le nombre de caractères changeant d'état.

A l'intérieur de cette sous-famille, les genres *Cyripedium* et *Phragmipedium* forment chacun un groupe monophylétique fortement soutenu (respectivement 92% et 97,7%). Le clade formé par ces deux genres est lui-aussi fortement soutenu (89%). *Selenipedium* (hors *S. chironianum*) l'est un peu moins (78%).

Selenipedium chironianum est placé hors du groupe *Selenipedium*, à la base des Cyripedioideae. Aucun caractère, parmi ceux retenus pour l'étude, ne change sur la branche conduisant à ce taxon. Le reste de la sous-famille bénéficie d'un support bootstrap relativement fort (79%, nœud B).

Discussion

L'élimination des caractères homoplasiques ne modifie pas le résultat de manière significative. Pour le caractère 9 par exemple, à la fois quelque peu subjectif et changeant 3 fois d'état, les conséquences de son élimination sont une légère diminution du support bootstrap du nœud A (79% → 74%), une légère augmentation de ce support pour les nœuds B (79% → 83%) et C (89% → 95%) et pour les Vanilleae (99,4% → 100%), sur un arbre de structure identique.

Même si, comme nous l'avons vu plus haut, « *Selenipedium chironianum* » est placé dans le clade des *Vanilla* dans plusieurs des arbres obtenus, il ne fait aucun doute qu'il n'appartient pas aux Vanilleae. La question se pose de savoir s'il appartient aux Cyripedioideae ou s'il constitue une sous-famille distincte : la figure 1 ne permet pas de trancher. Nous avons donc ajouté aux taxons énumérés dans le tableau 2 un taxon « *Paphiopedilum* » (pour compléter la sous-famille) et un taxon « *Habenaria* » (Orchidoideae). La figure 2 représente la reconstruction phylogénétique obtenue : il est clair que « *Selenipedium chironianum* » est inclus dans les Cyripedioideae.

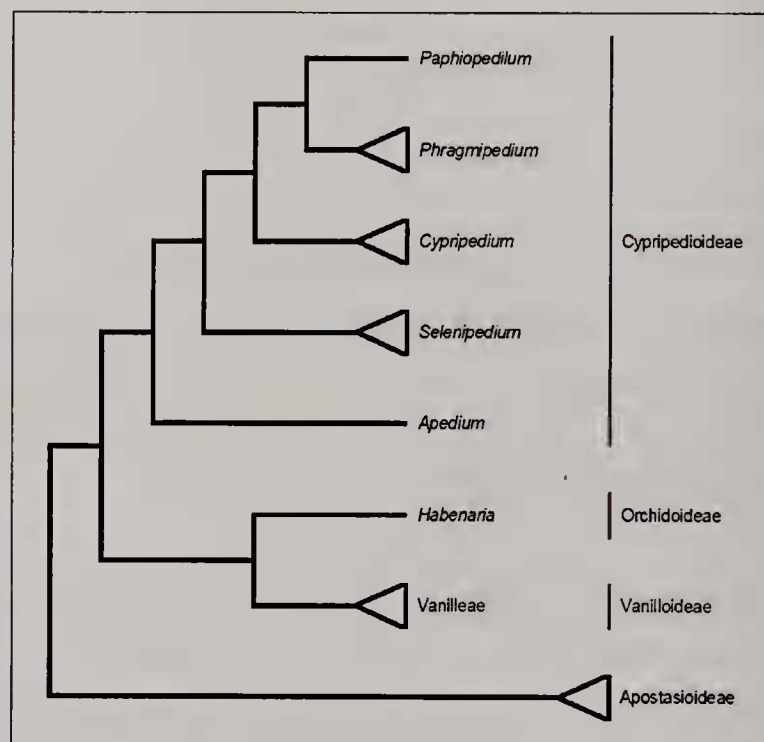


Fig. 2 : arbre illustrant le placement d'*Apedium* dans les Cyripedioideae

L'analyse des figures 1 et 2 montre que ce taxon, espèce sœur du reste de la sous-famille, peut être considéré comme représentant d'un genre à part, plus primitif que les autres membres de la sous-famille. Le fait qu'aucun des caractères retenus dans l'étude n'évolue pour mener à ce taxon, tandis que le reste des Cyripedioideae est défini par le changement d'état de trois caractères (14 : labelle en sabot, 17 : sépales latéraux réunis en synsépale, 18 : anthère médiane non fertile), est un indicateur de ce caractère primitif. L'autogamie qui semble de règle chez ce taxon conforte cette hypothèse. Sambin & Braem (2015) ont déjà fait remarquer que les plantes portaient presque toutes des fruits alors qu'aucun insecte pollinisateur n'a pu être observé. Le comportement des fleurs renforce l'hypothèse de l'auto-fécondation : la fleur reste pleinement ouverte un peu

moins d'une heure et demie ; au cours de la première demi-heure, les pétales sont identiques au labelle, avec la région apicale brusquement infléchie ; le sépale dorsal, d'abord bien dressé, retombe devant la colonne environ 3 à 4 heures après l'ouverture ; l'anthere médiane est légèrement tournée sur la gauche et touche directement le staminode ; les 2 pollinies sont parfaitement formées et systématiquement, à maturité, légèrement grignotées au sommet (4 à 5 dixièmes de millimètres) par le bouclier.

Nous proposons en conséquence de créer un nouveau genre, jusqu'ici monotypique, pour cette espèce.

***Apedium* Chiron, Sambin & Braem, gen. nov.**

Hic genus Cypridioidearum Selenipedium similis est sed labello simplici haud scrotiforme, sepalis lateralibus liberis, antheris 3, differt.

Espèce type : *Apedium chironianum* [= *Selenipedium chironianum* Sambin & Braem]

Étymologie : nom issu de *pedium* (pied, pantoufle) et du préfixe privatif *a-*.

Plante herbacée haute, terrestre ; racines fines, glabres, fasciculées ; rhizome court ; tige cylindrique, environ 1 m de hauteur, 2,5-8 mm de diamètre, fortement pubescente ; feuilles plissées, oblongues lancéolées, jusqu'à 20 × 5 cm, à marges pubescentes ; inflorescence terminale, ramifiée ou non, plus ou moins arquée, relativement courte, pouvant atteindre 7 cm de longueur et porter une dizaine de fleurs successives ; fleurs résupinées, de taille moyenne, unicolores, pubescentes sur la face extérieure ; ovaire trilobé, environ 4 × 0,2 cm avec le pédicelle, fortement pubescent ; bractées florales foliacées ; sépales libres, aigus, elliptiques à obovales, 3-4 cm de longueur ; pétales libres, linéaires ; labelle linéaire, semblable aux pétales ; colonne plutôt courte, staminode largement elliptique, anthères 3, petites, bilobées ; fruit cylindrique, très allongé. Fig. 3.

A ce jour, une seule espèce connue :

***Apedium chironianum* (Sambin & Braem) Chiron, Sambin & Braem, comb. nov.**

Fig. 4

basionyme : *Selenipedium chironianum* Sambin & Braem, *Richardiana* 15 : 185 (2015)

Elle est, jusqu'ici, connue uniquement d'une région particulière de Guyane française. Elle pousse dans une forêt sur sable blanc de la région de Mana (nord-ouest).

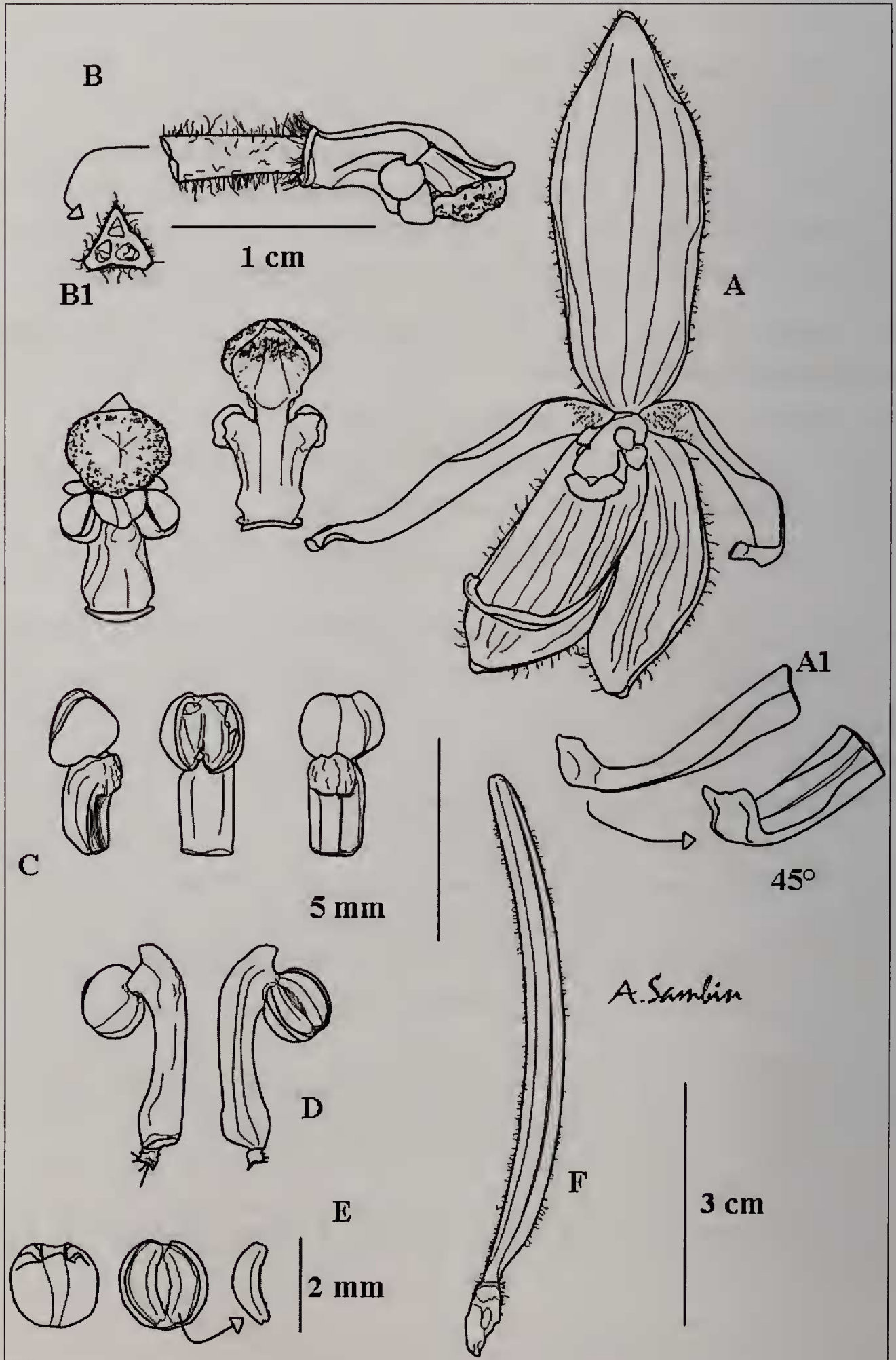


Fig. 3 : quelques détails floraux d'*Apedium*

A : fleur – A1 : apex du labelle, vue latérale et vue à 45° - B : colonne (et ovaire, partiellement) et vues diverses du staminode – B1 : coupe transversale de l'ovaire – C : anthère médiane en place, vues de côté, de dessous et de dessus – D : anthère latérale en place et vue de dessous – E : détails de l'anthère latérale et pollinie – F : fruit [dessin Aurélien Sabin]



Fig. 4 : *Apedium chironianum*

A : plante in situ – B : fleur – C : anthères [ph. Aurélien Sambin]

Clé artificielle d'identification des genres de Cypripedioideae

1. Plantes à feuilles plissées.....4
- 1a. Plantes à feuilles conduplicuées.....2
2. Plantes originaires d'Asie.....*Paphiopedilum*
- 2a. Plantes originaires d'Amérique latine.....3
3. Fleurs majoritairement blanches, moins de 2,5 cm de diamètre.....
.....*Mexipedium*
- 3a. Fleurs non majoritairement blanches, plus de 2,5 cm de diamètre.....
.....*Phragmipedium*
4. Labelle en forme de sabot.....5
- 4a. Labelle plat, non sacciforme.....*Apedium*
5. Sabot profondément sacciforme, calcéolé, presque sphérique.....*Cypripedium*
- 5a. Sabot peu profond, aplati.....*Selenipedium*

Références

- Albert, V.A & M.W.Chase, 1992. *Mexipedium*: A New Genus of Slipper Orchid (Cypripedioideae, Orchidaceae). *Lindleyana* 7(3) : 172-176 [174].
- Ames, O. & D.S.Correll, 1985 (ré-éd.). *Orchids of Guatemala and Belize*. Dover Publications Inc., New York. 779 pp.
- Cox, A.V., A.M.Pridgeon, V.A.Albert & M.W.Chase, 1997. Phylogenetics of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA IRS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 208 : 197-223.
- Dodson, C.H. & P.M.Dodson, 1980. *Icones Plantarum Tropicarum* 1(3) : pl. 297. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- Dressler, R.L., 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press, Portland. 314 pp.
- Espejo Serna, A., J.Garcia Cruz, A.R.López Ferrari, R.Jiménez M. & L.Sánchez S., 2002. Orquídeas del Estado de Morelos. *Orquídea* (Méz.) 16 : 1-332.
- Felsenstein, J., 1995. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Version 3.57c. University of Washington.
- Hágsater, E. & G.A.Salazar (éds.), 1990. *Icones Orchidacearum I. Orchids of Mexico*, part 1 : pl. 11. Asociación Mexicana de Orquideología A.C. Mexico.
- Hoehne, F.C., 1940. *Flora Brasílica*, 12(1). Imp. Romiti & Lanzara, São Paulo.
- Landwehr, J., 1982. *Les orchidées sauvages de France et d'Europe*. I. Ed. Piantanida, Lausanne. 288 pp.

- Lindley, J., 1846. *Orchidaceae Lindenianae* : 28.
- Linné, C., 1753. *Species plantarum* 2 : 951.
- Pfitzer, E., 1886. *Morphologische Studien über die Orchideenblüthe* : 11.
- Pridgeon, A.M., P.J.Cribb, M.W.Chase & F.N.Rasmussen (éds.), 1999. *Genera Orchidacearum, vol. 1. General Introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae*. Oxford University Press. 197 pp.
- Rafinesque, C.S., 1818. *American Monthly Magazine*, 2(4) : 268.
- Rafinesque, C.S., 1838. *Flora Telluriana*, part 4 : 45-46, n°933, 934 & 935.
- Reichenbach, H.G., 1854. *Xenia orchidacea* 1 : 3.
- Rolfe, R.A., 1896. The Cypripedium Group. *Orchid Review* 4(47) : 327-334 [330].
- Romero, G.A. & G.Carnevali, 2000. *Orchids of Venezuela. An Illustrated Field Guide*, 2^oéd. : pl. 973. Armitano Ed.
- Sambin, A. & G.J.Braem, 2015. *Selenipedium chironianum*, une intéressante addition à la flore d'orchidées de Guyane française. *Richardiana* 15 : 183-189.
- Soto Arenas, M.A., G.A.Salazar & E.Hágsater, 1990. *Phragmipedium xerophyticum*. *Orquidea* (Mex.) 12(1) : 2.
- WCSP, 2015. *World Checklist of Selected Plant Families*. Mis à disposition par les Royal Botanic Gardens, Kew et publié sur Internet : <http://apps.kew.org/wcsp/>. Consulté le 20/02/2015.

1 : Herbiers, Université de Lyon 1, F-69622 VILLEURBANNE Cedex (France)

g.r.chiron@wanadoo.fr

2 : Jardin Botanique de Guyane O.G.E., Pk 34 savane Césarée, 97355 Macouria (Guyane).

3 : Professor of Biology, University of Maryland University College and Research Associate, California Academy of Sciences.